клеток менее дифференцированных (в наружном слое) он достигает 1,0—1,5 %. Из этих наблюдений можно предположить, что периост относится к самоподдерживающимся тканевым системам. Пополнение клеток в нем происходит преимущественно за счет менее дифференцированных состояний и частично за счет функционально зрелых остеобластов.

С началом метаморфоза, когда бедренная кость в растущей конечности уже почти сформирована, периост в диафизарной области переходит в зрелое состояние и его клетки, включая остеобласты, приобретают компактно-удлиненную форму со сравнительно мелким плотным ядром также удлиненной формы. В структуре периоста к этому времени усиливается коллагеновый волокнистый каркас, и весь периост становится более плотным и прочным. Зрелый периост можно поэтому, прилагая определенное усилие, отделить от кости в виде тонкой пленки, чего нельзя сделать с периостом только формирующимся, при такой попытке он обычно разрушается.

В закончивших рост костях или в периоды сезонного прекращения роста клетки периоста становятся морфологически однотипными (рис. 6). Среди них не встречаются с признаками функционирующих остеобластов, хотя все клетки такого периоста являются потенциально остеогенными. При изменении условий в нем могут активизироваться остеопластические функции с появлением морфологически идентифицируемых остеобластов в зонах возобновления процессов ремоделирования кости или ее роста.

По этой причине у взрослых лягушек в период летнего активного состояния всегда обнаруживаются зональные особенности в структуре периоста, количестве в нем клеточных рядов, а также форме и размерах самих клеток. При этом в диафизарной области структура периоста существенно не изменяется, поскольку периостальный рост кости в диафизе у взрослых лягушек практически прекращается.

Таким образом, в растущих костях скелета амфибий надкостница представлена сложной структурой, состоящей из остеогенных клеток, находящихся на разных стадиях дифференцировки. В костях сформированного и закончившего рост скелета она превращается в однослойную структуру, состоящую из внешне однотипных фибробластоподобных клеток.

Вечерская Т. П. Пролиферативные свойства остеогенных клеток в растущем скелете птиц и млекопитающих: Тез. докл. Респ. научн. конф., посв. 150-летию со дня рождения В. А. Беца.— Киев, 1984.— 95 с.
Кащенко Н. Ф. Что такое мезенхима // Изв. Томск. ун-та.— 1986.— № 10.— С. 1—24.
Мажуга П. М. Кровеносные капилляры и ретикулоэндотелиальная система костного мозга.— Киев: Наук. думка, 1978.— 190 с.
Терентьев П. В. Лягушка.— М.: Сов. наука.— 1950.— 345 с.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 19.05.87

УДК 591.473.3 : 598.6

В. Ф. Сыч, И. А. Богданович

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ МЕТАТАРЗАЛЬНЫХ МЯКИШЕЙ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ОТРЯДА КУРООБРАЗНЫХ

В процессе сравнительно-морфологического изучения аппарата двуногой локомоции птиц наше внимание привлекли мягкие утолщения кожи в области дистального эпифиза цевки (tarsometatarsus), расположенные на плантарной поверхности метатарзо-фаланговых суставов. Каких-либо сведений об их строении и функции в доступной

литературе обнаружить не удалось. До предпринятого нами исследования можно было только полагать о сходстве структуры и функции этих образований с метатарзальными мякишами (torus metatarseus) млекопитающих. Последние достаточно хорошо изучены в морфологическом, а в последнее время и в биомеханическом (Cartmill, 1979; Alexander et al., 1986) аспектах.

Исследованные нами представители куриных (Galliformes) образуют своеобразный ряд, иллюстрирующий различную степень развития метатарзальных утолщений кожи или мякишей: у Opisthocomidae они отсутствуют (рис. 1, *а*), у Cracidae и Megapodiidae развиты слабо (рис. 1, *г*) у Phasianidae оформлены несколько лучше (рис. 1, *в*) и наиболее хорошо выражены у Tetraonidae. У последних мякиши наиболее выпуклые, их форма приближается к шарообразной (сферической), а наружная поверхность равномерно усеяна многочисленными роговыми бугорками (рис. 1, *г*, *д*). У адаптированных полностью (*Centrocercus urophasianus*) или преимущественно (*Lagopus lagopus*) к наземной локомоции тетеревиных бугорки развиты слабее (рис. 1, *д*). Хорошее развитие роговых бугорков у древесных птиц, лишенных метатарзальных мякишей (Opisthocomidae, многие Phasianidae) (рис. 1), с одной стороны, и их слабое развитие или полное отсутствие у птиц, адаптированных к наземной локомоции и имеющих мякиши, с другой, свидетельствуют о том, что роговые бугорки не являются обязательным структурным элементом мякишей. Степень их развития на плантарной поверхности кожи как дистального отдела tarsometatarsus, так и фаланг четырех пальцев подтверждает мнение Р. Л. Потапова (1969) об их роли в увеличении сцепления лапы с поверхностью ветвей.

Микроморфология метатарзальных мякишей изучена на сагиттальных срезах, окрашенных гематоксилином по Майеру (рис. 2—5). Как производные кожи мякиши птиц сохраняют все три ее составляющие: эпидермис, собственно кожу (дерму) и подкожный соединительнотканный слой (рис. 2). Эпидермис образован многослойным плоским эпителием, наружный роговой слой которого резко выделяется большой толщиной (рис. 2). Внутренние слои делящихся и постепенно отмирающих клеток эпидермиса (цилиндрический, шиповатый, зернистый и блестящий) в сумме значительно тоньше рогового слоя.

У тетеревиных с хорошо развитыми роговыми бугорками кожи эти слои образуют большие выпячивания, заполненные утолщениями дермы и участвующие в формировании бугорков. Слой дермы, в свою очередь, отличается утолщениями в участках формирования роговых бугорков, наиболее значительными у тетеревиных птиц (рис. 2, 4). Примечательно, что в этих участках наиболее хорошо выражен также и сосочковый слой дермы (рис. 2).

Подкожный слой представлен рыхлой соединительной тканью, формирующей в зоне мякиша большое утолщение или своего рода подушку. Внутренний каркас последней образован преимущественно пучками коллагеновых волокон, между переплетениями которых расположены обширные скопления жировых клеток * (рис. 2—4).

Степень развития метатарзального мякиша определяется, главным образом, мощностью подушки подкожного соединительнотканного слоя, наибольшей, как и следовало ожидать, у Tetraonidae (рис. 2—5).

Особенности строения и степень развития метатарзальных мякишей у исследованных птиц несомненно взаимосвязаны со спецификой их двуногой локомоции. Отсутствие или слабое развитие мякишей у сугубо древесных или слабо адаптированных к наземной локомоции птиц, появление и развитие их у определенных групп преимущественно назем-

* В связи с тем, что в процессе спиртовой проводки окрашенных срезов значительное количество жира вымывается, полости между пучками волокон соответствуют местам его локализации.

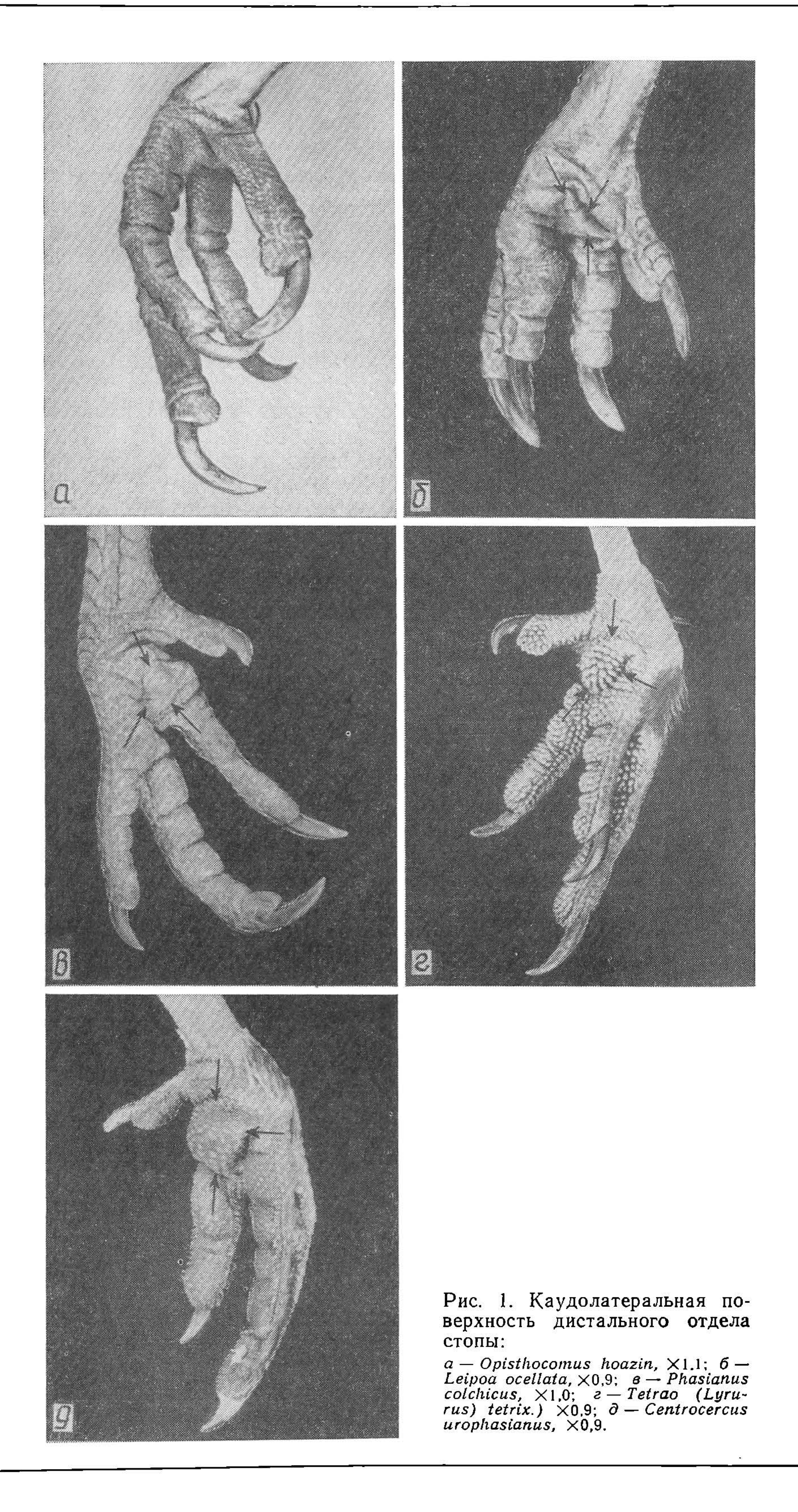
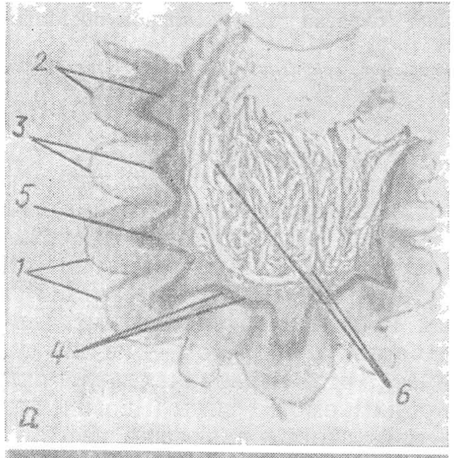


Рис. 1. Каудолатеральная поверхность дистального отдела стопы:

а — Opisthocomus hoazin, ×1.1; *б — Leipoa ocellata*, ×0,9; *в — Phasianus colchicus*, ×1,0; *г — Tetrao (Lyrurus) tetrix.)* ×0,9; *д — Centrocercus urophasianus*, ×0,9.



ных птиц предполагают их возможное значение для опорной фазы ходьбы (бега) по поверхности почвы.

Биомеханические исследования мякишей млекопитающих, выполненные Р. Александером с соавт. (Alexander et al., 1986), не подтвердили теоретические предположения авторов о возникновении колебательных движений ("chattering") стопы, обусловленных механическими свойствами мякишей и связанных с этим кратковременных потерях контакта конечности с субстратом в начальный период опоры.

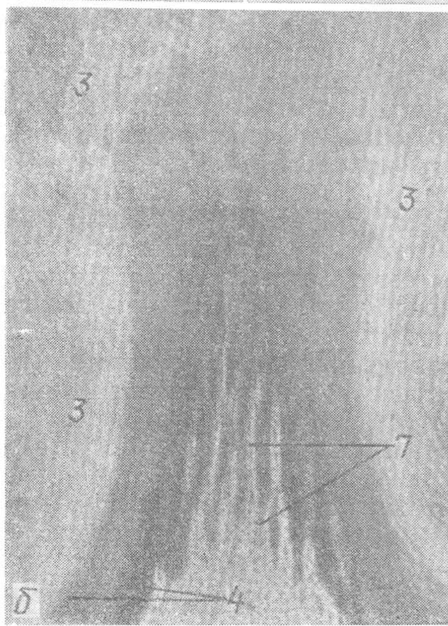




Рис. 2. Сагиттальный срез метатарзального мякиша *(а)* и продольный срез рогового бугорка *(б)* *Bonasa bonasia:*

1 — роговые бугорки; *2* — эпидермис; *3* — роговой слой; *4* — слой цилиндрических, шиповатых и других разрушающихся (менее интенсивно окрашенных) клеток; *5* — дерма; *6* — подкожная соединительная ткань (подушка); *7* — сосочковый слой дермы (окраска гематоксилином по Майеру; *(а)*×9,0; *(б)*×100).

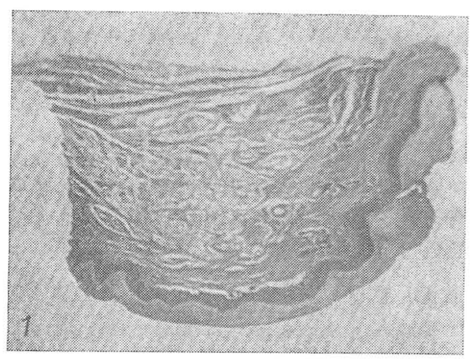
Рис. 3. Сагиттальный срез подкожной соединительнотканной подушки *Phasianus colchicus:*

1 — скопление жировых клеток (окраска гематоксилином по Майеру, ×100).

Учитывая большую величину импульсной нагрузки на конечность в первой половине фазы опоры, создаваемую силой инерции движущегося туловища птицы, которая по данным Р. Александера (Alexander et al., 1979) может в несколько раз превышать массу тела, целесообразно, на наш взгляд, рассмотреть возможные активные и пассивные механизмы гашения возникающего в результате этого толчка.

Более полное «поглощение» силы толчка (реакции субстрата) конечностью, главным образом, соответствующими группами мышц, и сведение до минимума передающейся туловищу его составляющей, является благоприятным условием двуногой локомоции. Повышению экономичности локомоции способствует увеличение демпферных свойств

4 9—1063



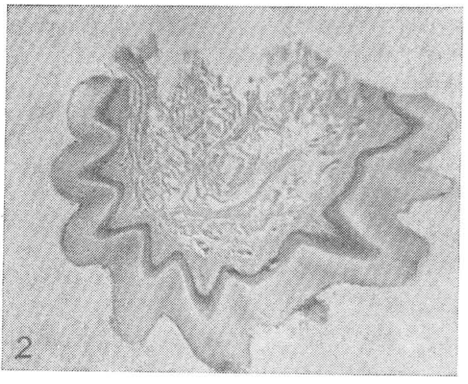


Рис. 4. Сагиттальный срез метатарзального мякиша (окраска гематоксилином по Майеру):
1 — *Phasianus colchicus*, ×8,4; 2 — *Tetrao tetrix*, ×6,7;

активных и пассивных механизмов гашения толчка (реакции субстрата опоры). Из результатов исследования бега спортсменов (Cavanagh, Lafortune, 1980), которые ставили стопы в одном случае на дистальную часть, а в другом — на пятку, следует, что первоначальный пик воспринимаемой силы возникает только во втором варианте.

Как показала проведенная нами киносъемка бега индейки с помощью скоростной камеры СКС-IM, включение дистальных элементов конечности в опорную фазу происходит последовательно, начиная с когтевых фаланг и заканчивая основными фалангами и плантарной поверхностью дистального эпифиза тарзометатарзуса. Следовательно, начальная стадия гашения толчка осуществляется сгибателями пальцев, в частности m. flexor digitorum longus, который начинает проявлять максимальную электромиографическую активность раньше, чем m. gastrocnemius и m. fibularis longus (Сыч и др., 1985). Максимальная активность регистрировалась только в период контакта области метатарзо-фаланговых суставов с субстратом.

Сгибатели пальцев тетеревиных в сравнении с таковыми других куриных заметно слабее (табл. 1), что дает основание предполагать у них более низкую эффективность начального гашения толчка за счет активной податливости этих мышц. Поэтому часть силы толчка, которая будет поглощаться конечностью с момента вступления в контакт с субстратом дистального эпифиза tarsometatarsus тетеревиных, будет больше соответствующего показателя других куриных. Так как относительная масса разгибателей интертарзального и коленного суставов тетеревиных также уступает таковой большинства куриных (табл. 2), можно предположить, что гипертрофированные метатарзальные мякиши



Рис. 5. Сагиттальный срез плантарной поверхности подотеки *Crax fasciolata* (окраска гематоксилином по Майеру, ×7,5).

Таблица 1. Масса сгибателей пальцев по отношению к массе тела, %

Мышцы	Megapodiidae	Cracidae		Tetraonidae					Phasianidae		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
m. flexor perforatus digiti II	0,08	0,18	0,20	0,07	0,11	0,12	0,08	0,09	0,10	0,12	0,13
m. flexor perforans et perforatus digiti II	0,13	0,14	0,19	0,03	0,09	0,09	0,04	0,10	0,12	0,10	0,11
m. flexor perforatus digiti III	0,19	0,32	0,30	0,09	0,16	0,18	0,09	0,18	0,20	0,20	0,21
m. flexor perforans et perforatus digiti III	0,25	0,34	0,34	0,14	0,18	0,17	0,12	0,17	0,24	0,28	0,31
m. flexor perforatus digiti IV	0,25	0,28	0,36	0,16	0,23	0,21	0,20	0,28	0,29	0,31	0,30
m. flexor digitorum longus	0,57	0,44	0,49	0,16	0,20	0,20	0,13	0,19	0,25	0,29	0,23
общая масса	1,47	1,70	1,88	0,65	0,97	0,97	0,66	1,01	1,20	1,30	1,29

Примечания. 1. При составлении таблиц авторы руководствовались системой отряда А. Уэтмора (Wetmore, 1960) и списком видов Р. Ховарда и А. Мура (Howard, Moore, 1980). 2. Список обозначений видов птиц в таблицах 1 и 2: *1 — Leipoa ocellata; 2 — Aburria pipile; 3 — Crax fasciolata; 4 — Lagopus lagopus; 5 — Tetrao (Lyrurus) tetrix; 6 — Tetrao urogallus; 7 — Bonasa bonasia; 8 — Centrocercus urophasianus; 9 — Alectoris graeca; 10 — Perdix dauuricae; 11 — Phasianus colchicus.*

Таблица 2. Масса разгибателей интертарзального сустава и сгибателей I пальца по отношению к массе тела, %

Мышцы	Megapodiidae	Cracidae		Tetraonidae					Phasianidae		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
m. gastrocnemius	2,14	2,54	2,45	0,73	0,96	1,11	0,60	1,38	1,64	2,33	2,12
m. fibularis longus	0,51	0,46	0,65	0,20	0,31	0,36	0,19	0,56	0,56	0,75	0,82
m. flexor hallucis longus	0,34	0,31	0,30	0,07	0,07	0,08	0,04	0,06	0,11	0,15	0,11
m. flexor hallucis brevis	0,169	0,133	0,151	0,006	0,009	0,016	0,007	0,006	0,016	0,010	0,007

должны обеспечивать пассивное гашение большей, чем у других куриных, части передаваемой в проксимальном направлении силы реакции субстрата.

Содержание большого количества жира в подкожной соединительнотканной подушке, повышающего ее вязкие свойства, увеличивает возможность пассивного поглощения силы толчка за счет податливости мякиша. Данные работы Р. Александера с соавт. (Alexander et al., 1986) свидетельствуют о сходстве структуры мякишей млекопитающих с описанной нами выше у птиц. Можно полагать, что и функциональные свойства этих структур у птиц и млекопитающих в общих чертах также сходны. Поскольку мякиши последних характеризуются, по данным упомянутых авторов, нелинейными эластическими свойствами и рассеивают от 15 до 43 % энергии при динамическом нагружении, их значение в необратимом поглощении части силы (демпфировании) толчка как у млекопитающих, так и у птиц вряд ли может подвергаться сомнению.

Вместе с положительным влиянием на демпферные свойства общих механизмов гашения толчка участие мякишей в фазе опоры должно отрицательно сказываться на скоростных характеристиках локомоции из-за увеличения площади контакта лапы с субстратом, а также из-за необратимых потерь части силы инерции, которая могла бы, исходя из данных Р. Александера (Alexander et al., 1979), запасаться в растягиваемых сухожилиях и использоваться в локомоторном цикле второй

половины фазы опоры. Сравнивая представителей Tetraonidae и Phasianidae, можно предположить, что у первых скоростные характеристики и экономичность локомоции не имели столь существенного значения в процессе формирования локомоторного аппарата, как у последних. Иллюстрацией этого можно рассматривать окостенение длинных участков сухожилий большинства мышц области голени у тетеревиных, существенно снизившее их способность к обратимой аккумуляции энергии сил инерции за счет растяжения. Не лишены интереса для обоснования функциональной роли мякишей также сведения, приведенные в работе И. Дорста (Dorst, 1974), об опоре молодых птенцов пальцеходящих птиц на цевку, иногда снабженную в этот период плантарными утолщениями кожи, которые позднее исчезают.

Своеобразием опорной фазы при ходьбе по поверхности почвы отличаются представители Megapodiidae и Cracidae, обладающие более низко расположенным metatarsale I и длинным I пальцем, а также мощными его сгибателями (табл. 2), в частности особенно хорошо развитым m. flexor hallucis brevis. Участие hallux в опоре предполагает также его активную роль в гашении толчка за счет активной податливости сгибателей. Опора с участием I пальца расширила возможность активного поглощения реакции субстрата и получила, судя по следовым дорожкам птиц с длинным hallux (Berndt, Meise, 1959 и др.), широкое распространение среди адаптированных преимущественно к древесной локомоции птиц. Развитие метатарзальных мякишей в этом случае сдерживалось их отрицательным влиянием на функцию обхватывания при древесной локомоции. В связи с последним заслуживает внимания своеобразие передвижения тетеревиных птиц в кронах деревьев, предпочитающих ходьбу вдоль ветвей без их обхватывания и прибегающих к зажиму как в клещах тонкой ветви между II и III пальцами (Потапов, 1985; устное сообщение). Одна из особенностей морфобиологической специфики Tetraonidae заключается в наиболее выраженном среди Galliformes универсализме их аппарата двуногой локомоции, обеспечивающем достаточно эффективное передвижение как на поверхности земли, так и в кронах деревьев. Универсализм локомоции является неотъемлемой составляющей экологической пластичности, позволяющей представителям семейства вести оседлый образ жизни при резких сезонных изменениях в окружающей среде. Рассмотренные в настоящей статье морфологические особенности тазовой конечности тетеревиных свидетельствуют о своеобразии и специализированном характере ее универсализма и подтверждают мнение Р. Л. Потапова (1985) о филогенетической молодости семейства.

Потапов Р. Л. О функциональном значении роговой бахромы на пальцах тетеревиных птиц // Зоол. журн.— 1969.— **48**, вып. 9.— С. 1379—1382.

Потапов Р. Л. Отряд курообразные (Galliformes). Часть 2. Семейство Тетеревиные (Tetraonidae).— Л.: Наука, 1985.— 637 с.— (Фауна СССР: Птицы; Т. 3. Вып. 1).

Сыч В. Ф., Мороз В. Ф., Богданович И. А. Об экспериментальном изучении двуногой локомоции птиц // Вестн. зоологии.— 1985.— № 2.— С. 79—81.

Alexander R. McN., Bennet M. B., Ker R. F. Mechanical properties and function of the paw pads of some mammals // Ibid.— 1986. A.— **209**, N 3.— P. 405—419.

Alexander R. McN., Maloiy G. M. O., Njau R., Jayes A. S. Mechanics of running of the ostrich (Strutio camelus) // Ibid.— 1979.— **183**, N 2.— P. 169—178.

Berndt R., Meise W. Naturgeschichte der Vögel.— Stuttgart: Kosmos, 1959.— 389 S.

Cartmill M. The volar skin of primates: its frictional characteristics and their functional significance // Am. J. Phys. Anthrop.— 1979.— **50**.— P. 497—510.

Cavanagh P. R., Lafortune M. A. Ground reaction forces in distance running // J. Biomech.— 1980.— **13**.— P. 397—406.

Dorst I. The life of birds.— New York: Columb. U. P., 1974.— Vol. 1.— 349 p.

Howard R., Moore A. A complete checklist of the birds of the world.— Oxford, New York, Toronto, Melbourne: Oxford U. P., 1980.— 701 p.

Wetmore A. A classification for the birds of the world // Smiths. Misc. Coll.— 1960.— **139**, N 11.— P. 1—37.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 08.04.88